Bol. Mus. Nac. Hist. Nat. Chile, 46: 7-22 (1997)

DESARROLLO MORFOLOGICO Y TAXONOMIA DE *CHONDRUS CANALICULATUS* (C. AG.) GREVILLE (RHODOPHYTA, GIGARTINACEAE) DE PERU Y CHILE

NATALIA ARAKAKI*, MARÍA ELIANA RAMÍREZ** y CÉSAR CÓRDOVA*
*Laboratorio de Ficología Marina, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Mayor de San Marcos. Apartado 14-0002, Lima 14, Perú.
**Laboratorio de Algas Marinas, Sección Botánica, Museo Nacional de Historia Natural. Casilla 787, Santiago, Chile. Email: mramirez@mnhn.cl

RESUMEN

El presente trabajo describe el desarrollo morfológico de las estructuras vegetativas y reproductivas de *Chondrus canaliculatus* (C. Ag.) Greville, especie endémica de Perú y Chile y revisa el status taxonómico de esta especie en base a estos caracteres diagnósticos. El género *Chondrus* ha sido distinguido primariamente de los otros miembros de Gigartinaceae por la ausencia de filamentos secundarios envolventes en el cistocarpo. *Ch. canaliculatus* presenta un claro y definido tejido envolvente alrededor del cistocarpo, el que se conserva durante todo el desarrollo del carposporofito. Los tetrasporangios en esta especie se desarrollan iempre a partir de filamentos secundarios originados en la médula externa a diferencia de lo que ocurre en *Ch. crispus*, la especie tipo del género, donde éstos se desarrollan enteramente dentro de la médula. De acuerdo a las características observadas *Ch. canaliculatus* no pertenece al género *Chondrus* y tampoco se ajusta en estos caracteres a otros miembros de las Gigartinaceae. Consecuentemente esta especie debe ser removida a un género nuevo dentro del grupo.

Palabras claves: Desarrollo morfológico. Taxonomía, *Chondrus canaliculatus*, Perú, Chile.

ABSTRACT

The vegetative and reproductive development of the endemic species *Chondrus canaliculatus* (C. Ag.) Greville is described from the Peruvian and Chilean coast. In addition the taxonomic status of this species is reviewed based on morphological characters. *Chondrus* it is distinguished from other members of the family primarily by the absense of enveloping secondary filaments in the cystocarp. *Ch. canaliculatus* is characterized by the presence of a true enveloping tissue around the cystocarp which is present during the complete development of the carposporophyte. On the other hand tetrasporangia in this species are developed in secondary filaments derived from medullary external cells, which is totally different in the type species *Chondrus crispus* where they are developed entirely in secondary filaments derived from internal medullary cells. Based on the morphological characters observed in this study *Ch. canaliculatus* does'nt belong to *Chondrus* genus, consecuently it may be removed to other genus, probably a new one between the Gigartinaceae.

Key words: Morphological development, Taxonomy, *Chondrus canaliculatus*, Peru, Chile.

INTRODUCCIÓN

Chondrus canaliculatus (C. Agardh) Greville es un alga roja perteneciente a la familia Gigartinaceae, conocida vulgarmente en Chile como «líquen gomoso» (Tapia *et al*., 1987). Esta especie es endémica de la costa temperada del Pacífico de Sudamérica (Ramírez & Santelices, 1991), donde se distribuye desde las Islas Chincha, Pisco (14° S) en Perú hasta el sur del Canal de Chacao, Chiloé (41° S) en Chile, (Howe, 1914; Levring, 1960). *Ch. canaliculatus* es reconocido también en Chile, como una de las 20 especies de algas marinas de importancia económica (Avila & Seguel, 1993), por ser productor de carragenano, un ficocoloide de gran uso en la industria alimenticia.

Esta especie fue descrita por C. Agardh en 1822 bajo el nombre de *Sphaerococcus canaliculatus*, en base a material colectado por Binder, proveniente de la localidad tipo Valparaiso, Chile. Posteriormente fue transferida por Greville (1830) al género *Chondrus*.

El género *Chondrus*, incluye entre 9 a 10 especies distribuídas preferentemente a ambos lados del Atlántico Norte y Pacífico Noroeste (Japón), con sólo una especie en la costa del Pacífico Sudamericano(Hommersand *et al*., 1993). Este género ha sido circunscrito recientemente por Fredericq *et al*. (1992) en base a la especie tipo *Chondrus crispus* Stackhouse. De acuerdo a los autores, el género *Chondrus* incluye a todas aquellas especies cuyo cistocarpo se extiende indefinidamente a través del tejido vegetativo circundante, no siendo limitado por ninguna red filamentosa y cuyos tetrasporangios son todos originados a partir de filamentos secundarios de la médula. Esta caracterización es coincidente con lo propuesto originalmente por J. Agardh, 1851, 1876 y otros autores como Kylin, 1923 y Kim, 1976.

Según Kim (1976) y Fredericq *et al*. (1992), *Ch. canaliculatus*, presenta filamentos envolventes en el cistocarpo y en consecuencia no se ajustaría a las características de la especie tipo.

La presencia notoria de filamentos envolventes en el cistocarpo de la especie Sudamericana ya había sido señalada también por Howe (1914) y Dawson *et al*. (1964) en material del Perú y por Etcheverry (1958) en material de la costa de Chile. A pesar de ello ninguno de los autores intentó remover esta especie del género *Chondrus*.

Kim (1976), por otra parte, en su revisión de las Gigartinaceae, propuso transferir *Ch. canaliculatus* al género *Gigartina*, en base a las características del tejido envolvente, la forma elongada de las células gonimoblásticas jóvenes y la profundidad de los soros tetrasporangiales, asignando a esta especie la nueva combinación *Gigartina chilensis* Kim, nom.nov. Esta nueva combinación y el nuevo sistema de clasificación de las Gigartinacea propuesto por Kim (1976) al parecer nunca fue aceptado, ya que la especie *Ch. canaliculatus* continuó siendo llamada por su nombre original. Hommersand *et al*., 1993, vuelven a tomar el problema de la segregación genérica de las Gigartinaceae, esta vez utilizando como caracteres diagnósticos de la familia el desarrollo morfológico de las estructuras vegetativas y reproductivas tanto sexuales como asexuales. Basado en estos estudios los autores reconocen 7 géneros en este grupo, cuatro ya existentes: *Chondrus, Iridaea, Rhodoglossum*, y *Gigartina* y tres reestablecidos: *Mazzaella*, *Sarcothalia* y *Chondracanthus*. Los autores incluyen dentro del género *Chondrus* a todas las especies que no presentan envoltura alrededor de la célula auxiliar. Sorprendentemente de las 69 especies que ellos revisaron, incluída la especie sudamericana, esta última, no fue removida del género *Chondrus*.

Estudios moleculares en las Gigartinaceae, basados en el análisis de las secuencias génicas del gen rbcL, el gen que codifica para la gran subunidad de RUBISCO (la enzima que fija el CO_2 en la fotosíntesis), Hommersand *et al*. (1994), ratifican la reciente clasificación genérica establecida por Hommersand *et al*.(1993). Por otra parte, estudios recientes en el género *Chondrus* basados en el

análisis molecular del gen rbcL (Fredericq *et al*., 1995 y Brodie *et al*., 1995), han sostenido que la única especie sudamericana de este género hasta aquí conocida *Ch. canaliculatus*, no pertenecería a este género.

El presente trabajo tiene como objetivo, describir a la luz de estos nuevos antecedentes, la morfología vegetativa y reproductiva de *Chondrus canaliculatus* (C. Ag.) Grev. del Perú y Chile, a fin de establecer la correcta posición taxonómica de esta especie.

MATERIALES Y MÉTODOS

Los especímenes utilizados en este estudio provienen de muestras recolectadas tanto en la zona intermareal como en el submareal somero, en diferentes localidades de la costa del Perú y Chile. (Tabla 1.)

El material estudiado incluyó tanto muestras conservadas en formalina diluida al 5 y 10% en agua de mar como material seco conservado en hojas de herbario. Material adicional de herbario, también fue examinado. Dicho material forma parte de las colecciones de algas marinas depositadas en los Herbarios del Museo de Historia Natural de Lima (USM), Perú y del Herbario del Museo Nacional de Historia Natural de Santiago (SGO), Chile. En este último Herbario se revisó además una fotografía del material tipo de *Chondrus canaliculatus*, obtenida del Herbario de la Universidad de Lund, Suecia y material representativo de *Chondrus crispus*, proveniente de la costa atlántica de Canadá.

En el análisis de la morfología externa se consideró la medición de los siguientes parámetros: altura total del talo, ancho de la base de la fronda, distancia desde la base de la fronda a la primera dicotomía, ancho y grosor bajo la primera dicotomía, ancho y grosor de los ápices y número total de dicotomías por planta.

El examen microscópico de las estructuras vegetativas y reproductivas se realizó a través de cortes microscópicos obtenidos de fragmentos del material preservado en formalina los cuáles fueron teñidos con Wittmann (1965) y montados en unas gotas de medio Hoyer 1:1 en agua destilada.(Stevens, 1981).

Cortes periclinales, longitudinales y transversales entre 10 y 20 um de grosor fueron realizados en forma manual, utilizando una hoja de afeitar de doble filo.

TABLA 1.- Localidades de recolección de *Chondrus canaliculatus*

LOCALIDAD	COORDENADAS GEOGRÁFICAS	N
Playa Mendieta,, Perú	14° S, 76° W	47
Puerto Aldea, Chile	30° S, 71° W	112
Caleta Horcón, Chile	32° S, 71° W	101

RESULTADOS

Chondrus canaliculatus (C. Ag.) Greville

Historia nomenclatural
Chondrus canaliculatus (C. Agardh) Greville, 1830, 1v.

Basonimo: *Sphaerococcus canaliculatus* C. Agardh, 1822, I:260

Registro bajo otros nombres:
Sphaerococcus canaliculatus C Agardh, 1822, I:260; Montagne, 1839, p.26
Sphaerococcus crispus sensu Montagne, 1839, p. 26
Gigartina chilensis nom.nov. Kim, 1976, p. 39
Iridaea dichotoma Kützing sensu Alveal y Núñez, 1987, p.52-66 ?

Localidad tipo: Valparaíso, Chile. Planta cistocárpica, colectada por Binder (L 23179, en el Herbario Agardh, Lund, Suecia).

Distribución geográfica

Esta especie es endémica a la Costa Temperada del Pacífico de Sudamérica, distribuyéndose desde las Islas Chinchas en Perú hasta el sur del Canal de Chacao, Chiloé, en Chile (Ramírez y Santelices, 1991).

Habitat

Ch. canaliculatus crece preferentemente sobre rocas, piedras y bolones, encontrándose también adherida a valvas de moluscos y conchuelas. Generalmente habita en el intermareal bajo, en frentes expuestos y semiexpuestos al oleaje y en el submareal hasta los 20 metros de profundidad, en bahías protegidas. En el submareal crece a menudo, asociada a *Plocamium cartilagineum* (Linnaeus) Dixon y otras algas rojas como *Chondracanthus chamissoi* (C. Agardh) Kützing y *Cryptonemia* spp.

En la localidad de Puerto Aldea, en Coquimbo, Chile, forma parte de la vegetación macroalgal asociada al pasto marino *Heterozostera tasmanica* (Martens ex. Ascher.) Den Hartog. (Ramírez, obs.pers.)

Morfología externa

El análisis de los parámetros morfológicos externos medidos en las diferentes poblaciones de *Ch. canaliculatus* de Perú y Chile muestra que estas variables se sobreponen en los rangos alcanzados; esto trae como consecuencia la expresión de un patrón morfológico más o menos uniforme en esta especie a lo largo de toda su distribución latitudinal (Figs. 1,2 y 3).

El hábito general de esta especie puede ser caracterizado de la siguiente manera:

Las plantas de *Ch. canaliculatus* alcanzan una altura de 5 a 35 cm y se dividen dicotómicamente en número de 4 a 16 veces. El talo presenta ramas laterales de distintos tamaños, oscureciendo a veces el patrón de ramificación.

Las plantas se fijan al sustrato por un disco de fijación crustoso perenne, de 5 mm de diámetro, que origina uno a varios estipes cilíndricos erectos, de 1.1 a 3.9 mm de diámetro en su parte basal el que luego de crecer unos 5 cm, da origen a una fronda dividida varias veces de manera dicótoma. Las frondas presentan una cara cóncava y otra semi convexa. Los segmentos de la fronda son estrechos y se ramifican a una distancia de 0.7 a 9 cm desde el disco.

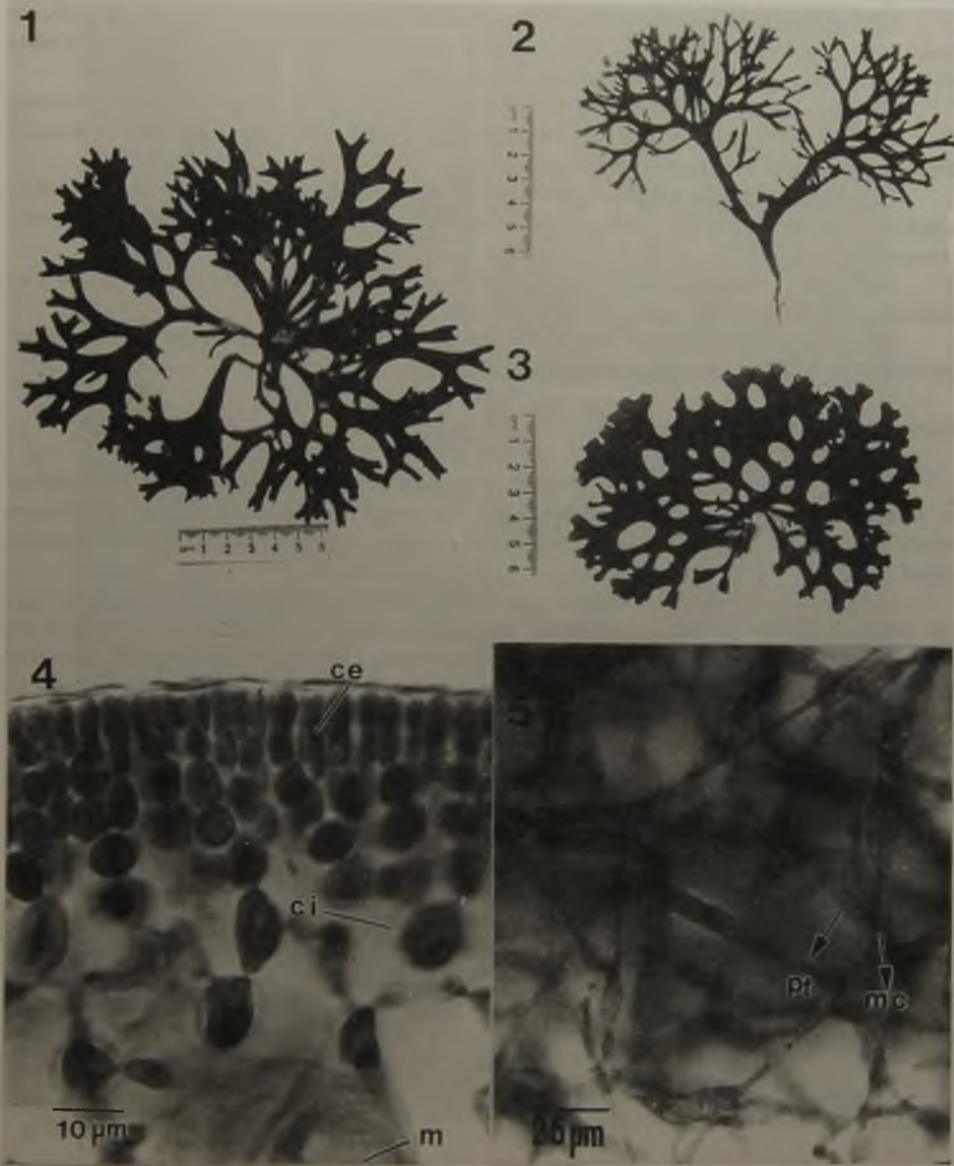


Fig.1.- Hábito de *Ch. canaliculatus*; planta cistocárpica, submareal, colectada por N. Arakaki, Junio de 1994, Puerto Aldea, Coquimbo, Chile. Fig.2.- *Ch. canaliculatus.* Planta cistocárpica, intermareal, colectada por N. Arakaki, Mayo, 1994; Caleta Horcón, Valparaíso, Chile. Fig.3.- *Ch. canaliculatus.* Planta cistocárpica, submareal, colectada varada por A.F. Peters, Diciembre, 1989; Playa Mendieta, Pisco, Perú. Fig.4.- Estructura vegetativa en *Ch. canaliculatus.* Corte transversal del talo mostrando corteza externa, corteza interna y médula. Fig.5.- Corte periclinal del talo en *Ch. canaliculatus* mostrando células medulares conectadas por pit-conections a células vecinas formando una red filamentosa laxa.

Las frondas de esta especie son variables en ancho y grosor, algunas presentan un segmento central amplio bajo la primera dicotomía que puede medir aproximadamente desde 1.8 mm hasta 30.9 mm de ancho y desde 0.4 mm hasta 11 mm de grosor.

Los ápices son redondos, llegando a tener un ancho de 2 a 9 mm y un grosor de 0.1 y 0.8 mm.

El color de las plantas puede variar desde rojo-purpúreo a verde oliváceo, llegando hasta el negro por desecación, siendo su consistencia cartilaginosa.

Las plantas femeninas presentan cistocarpos numerosos sólo en la cara convexa de la fronda, a menudo cerca de los márgenes. Estos son de forma esférica, protuberantes y se proyectan por sobre la superficie del talo.

Los soros tetrasporangiales en las plantas tetrasporofíticas se ubican cerca de los ápices y se distribuyen lateralmente a lo largo del márgen del talo.

Las plantas estériles fueron asumidas como pertenecientes a gametofitos masculinos, no observándose estructura reproductiva alguna.

Estructura vegetativa

Los cortes longitudinales y transversales en las partes maduras de la planta muestran un talo de organización multiaxial, compuesto de una porción central de células filamentosas que forman una médula laxa y una corteza formada de 6 a 7 capas de células muy pigmentadas, de forma elipsoidal (Fig.4).

Las células corticales superficiales carecen de conexiones secundarias y son uninucleadas. Las células corticales internas se encuentran conectadas a través de conexiones secundarias a las células adyacentes de filamentos vecinos y son multinucleadas. Las células más externas de la corteza alcanzan un tamaño de 3.9 -(7.7)-9.9 µm de largo por 1.9-(2.7)-2.9 µm de ancho. El grosor de la corteza es de aproximadamente 40 µm (Fig.4).

Las células corticales más internas presentan una forma estrellada y forman una zona de transición no definida entre la médula y las hileras de células corticales; la formación continua de células medulares produce el incremento en el grosor del talo (Fig.4).

En un corte periclinal se observa que la médula está densamente compuesta de células hialinas multinucleadas de forma estrellada, de 55 µm x 39 µm en promedio. Estas células, forman filamentos secundarios, constituidos en su mayoría de una célula de largo y se encuentran unidas unas a otras a través de conexiones secundarias, configurando una red filamentosa laxa (Fig.5).

Estructuras reproductivas

Chondrus canaliculatus es una especie dioica, con gametofitos masculinos y gametofitos femeninos en plantas separadas (Vega, com.pers.).

Gametofitos masculinos:

Aunque en este estudio no se observaron ejemplares masculinos, de acuerdo a (Vega,com. per.), los gametofitos masculinos en esta especie presentan espermatangios incoloros, en soros superficiales de color blanco o rosado sobre las porciones periféricas de las ramas jóvenes.

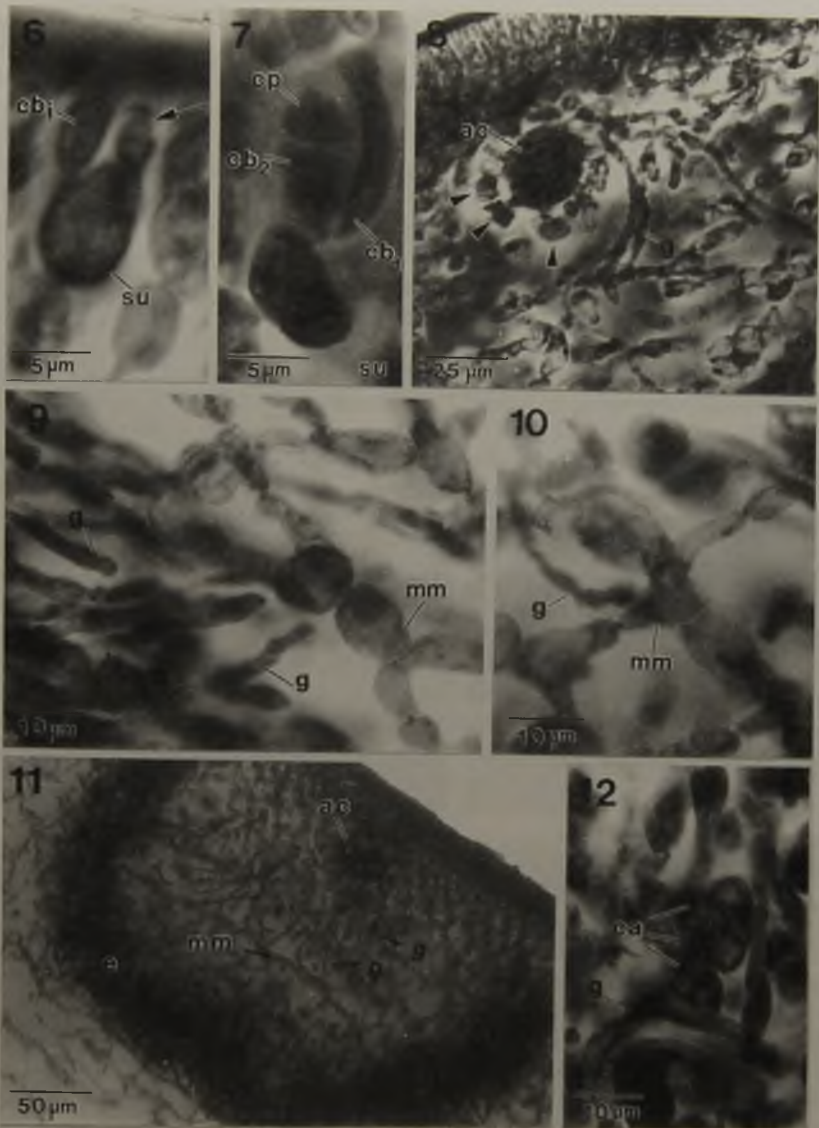


Fig.6.- Gametofito femenino en *Ch. canaliculatus*. Corte longitudinal del ápice mostrando la fase inicial de la formación del procarpo. (su) célula de soporte; (cbi) célula inicial de la rama carpogonial; (flecha) célula inicial del filamento cortical estéril. Fig.7.- Rama carpogonial. (su) célula de soporte; (cbi) célula basal de la rama carpogonial; (cb2) segunda célula de la rama y (cp) carpogonio. Fig.8.- Desarrollo del carposporofito en *Ch. canaliculatus*. Corte longitudinal del talo mostrando (ac) célula auxiliar de fecundación y numerosas protuberancias (flechas cortas) que dan origen a los filamentos gonimoblásticos iniciales. Filamentos gonimoblásticos elongados que penetran dentro del tejido medular (g). Fig.9.- Filamentos gonimoblásticos (g) y células medulares modificadas (mm) las cuáles muestran un incremento en el número de núcleos y en el contenido citoplasmático. Fig. 10.- Fusión de filamentos gonimoblásticos(g) con células medulares modificadas (mm). Fig.11.- Corte longitudinal del talo en *Ch canaliculatus* mostrando el desarrollo avanzado del cistocarpo donde se observan los filamentos gonimoblásticos (g) penetrando a través de las células medulares modificadas (mm) y separado del resto del tejido gametofítico por una envoltura (e) o tejido envolvente. Fig.12.- Filamentos gonimoblásticos (g) dando origen a carpósporas (ca) en cadenas de a tres.

Gametofitos femeninos:

Chondrus canaliculatus presenta los procarpos en las porciones jóvenes del talo reproductivo y éstos comprenden una célula de soporte que sostiene dos sistemas dé ramas: la rama carpogonial y un filamento vegetativo estéril.

El procarpo se distingue de las otras células vegetativas del talo por el mayor tamaño de sus células diferenciadas que toman fuertemente la tinción (Fig.6).

La célula inicial del procarpo se diferencia a partir de una célula apical de un filamento cortical, la cual se divide primero oblicuamente a través de 2 septos cóncavo-convexos que dan origen a la célula de soporte, la célula inicial de la rama carpogonial y la célula inicial del filamento cortical estéril (Fig. 6). Enseguida la célula inicial de la rama carpogonial se divide longitudinalmente formando una célula apical y otra intercalar. La célula apical a su vez se divide por un septo en forma perpendicular al plano de división anterior para dar origen al carpogonio (Fig. 7). Finalmente, el extremo anterior del carpogonio se extiende hacia la superficie del talo formando un tricógeno en forma de botella para completar de esta forma una rama carpogonial de 3 células.

El inicio del filamento estéril del procarpo se divide semidicotómicamente de la misma manera que un filamento cortical vegetativo. Cuando el procarpo se desarrolla, la célula de soporte se alarga y se observa que la base del carpogonio se aproxima a la célula de soporte.

Las células corticales superficiales alrededor del procarpo recién formado se dividen 2 a 3 veces, por lo que la célula de soporte del procarpo maduro se observa 2 a 3 capas celulares debajo de la superficie del talo.

No se observó fertilización. Después de una fertilización presumida, el carpogonio se fusiona con la célula de soporte, depositando el núcleo diploide. Luego de ésto la célula de soporte crece, se alarga y pasa a constituirse en célula auxiliar de fecundación (Fig.8). Numerosos procarpos fertilizados que luego no se desarrollaron en carposporofitos también fueron observados, estos son considerados como procarpos abortivos.

Desarrollo del carposporofito:

La célula auxiliar una vez recibido el núcleo diploide continúa creciendo, se vuelve semiesférica observándose con muchos núcleos fuertemente teñidos y numerosas protuberancias enucleadas . Se distinguen en ella dos tipos de núcleo en cuanto a tamaño ; núcleos grandes que corresponden a los núcleos vegetativos haploides presentes antes de la diploidización y núcleos pequeños que son presumiblemente diploides ya que migran dentro de las protuberancias para formar los gonimoblastos iniciales (Fig.8). En este momento la rama carpogonial degenera completamente.

Sólo algunos de los muchos gonimoblastos iniciales originados a partir de la célula auxiliar se elongan y producen filamentos gonimoblásticos ramificados y septados, el resto de las protuberancias no se desarrollan (Fig.8).

Los filamentos gonimoblásticos jóvenes crecen dentro de la médula, penetrando la médula externa. Estos filamentos crecen por medio de células apicales uninucleadas que concentran mayor cantidad de citoplasma en sus extremos. Las células de estos filamentos son angostas y toman fuertemente la tinción (Fig.9).

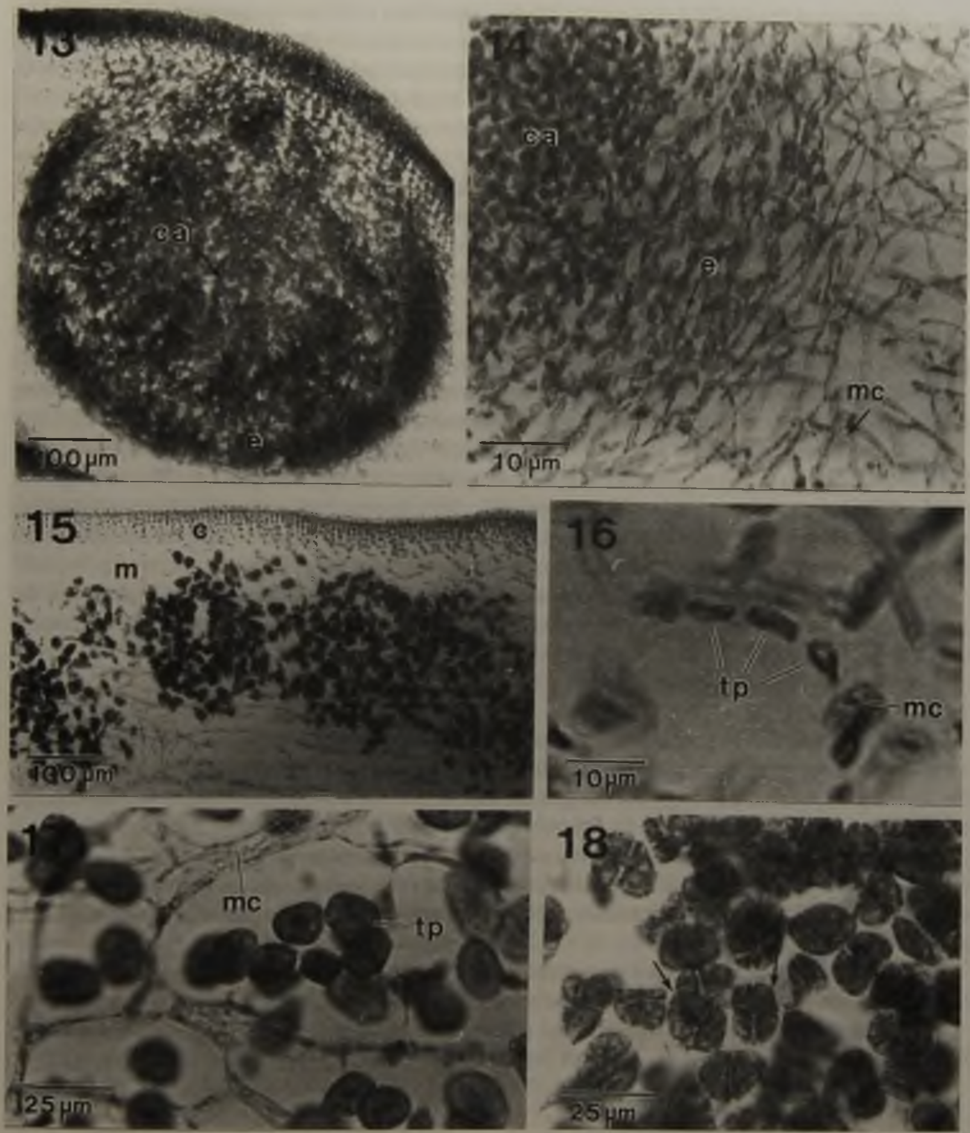


Fig.13.- Cistocarpo maduro mostrando tejido envolvente(e) y carpospóras (ca). Fig.14.- Cistocarpo maduro mostrando en aumento células del tejido envolvente(e) carpospóras (ca) y filamentos medulares del gametofito (mc). Fig.15.- Fase tetrasporofítica en *Ch. canaliculatus* mostrando soro tetrasporangial desarrollado en la médula externa. (c) corteza; (m)médula. Fig.16.- Tetrasporocistos(tp) en cadenas de 3 a 4 células formados a partir de células medulares(mc). Fig.17.- Red de células medulares (mc) con tetrasporocistos(tp). Fig.18.- Tetrasporangios divididos en cruz (flechas)

Junto con el desarrollo de los gonimoblastos, las células medulares vegetativas del gametofito alrededor de la célula auxiliar, producen filamentos cortos compuestos de células cortas y rectangulares entre las células medulares primarias, estos filamentos se organizan en una envoltura no muy compacta de aproximadamente 151 µm de grosor alrededor de la célula auxiliar (Figs.13 y 14).

Las células medulares vegetativas fuera de la envoltura no se modifican y son típicamente angostas, conteniendo pocos núcleos. Por el contrario, las células medulares que se encuentran dentro de la envoltura aumentan considerablemente de tamaño y grosor, se vuelven más densas en su contenido citoplásmico incrementando además el número de núcleos (Figs . 9, 10 y 11).

En la medida que el cistocarpo se desarrolla, los filamentos gonimoblásticos se dirigen hacia el centro de la médula y se aproximan a las células medulares modificadas, fusionándose con ellas (Figs. 9 y 10).

En la etapa final del desarrollo del cistocarpo se observa que las células gonimoblásticas producen cadenas de carposporangios de 3 a 4 células de largo (Fig. 12).

Los carposporangios no maduran simultáneamente. Se observan carposporangios en diferentes estados de desarrollo en el mismo cistocarpo, originando carpósporas de 15 µm de diámetro.

La envoltura formada se mantiene durante todo el desarrollo del cistocarpo y los filamentos gonimoblásticos no llegan a aproximarse y fusionarse con las células del tejido envolvente (Figs. 13 y 14). Finalmente, algunos filamentos gonimoblásticos penetran entre los filamentos corticales rompiendo la cutícula , dando origen a un orificio en la capa externa a través del cual son liberadas las carpósporas. El área dañada es reparada por los filamentos corticales.

Los cistocarpos maduros miden aproximadamente 1,6 mm de diámetro y se distribuyen de preferencia cerca a los ápices de las ramas siendo protuberantes hacia una de las superficies convexas del talo.

Tetrasporofito:

Las plantas tetrasporofíticas inmaduras son morfológicamente similares a los gametofitos jóvenes. En la madurez, estas plantas llevan tetrasporangios en soros visibles de color rojo, cerca de los ápices y dispuestos a lo largo del márgen del talo. Estos son confluentes y están inmersos en el talo.

En un corte longitudinal se observa que los tetrasporocistos se forman en la médula externa (Fig. 15) y son producidos a partir de filamentos medulares secundarios en cadenas de 3 a 4 células de largo (Fig. 16). Estos tetrasporocistos se dividen sucesivamente en cuatro tetrasporas arregladas en cruz (Figs. 17 y 18).

Los tetrasporangios miden en promedio 28 x 21.7 µm. En la madurez estos llenan parcialmente la médula y son liberados a través de poros formados en la superficie del soro.

Nuevos tetrasporangios se desarrollan en el soro al mismo tiempo que otros maduran y son liberados.

DISCUSIÓN

La morfología del desarrollo del sistema reproductivo femenino, expresada en la estructura denominada «cistocarpo» ha constituido desde muy temprano la base de la clasificación de las algas rojas (J. Agardh, 1876; Schmitz & Hauptfleisch, 1897; Kylin, 1956). Hommersand *et al.*, 1993, consideran este mismo carácter como un hecho válido en la segregación y definición de los géneros en la familia Gigartinaceae. Los autores establecen que este es un carácter conservativo y que las diferencias en la morfología de los cistocarpos obedece a diferentes estrategias nutricionales que resultan de la interacción entre el gametofito y el carposporofito. El primero como proveedor nutricional del carposporofito y el último como receptor y usuario eficiente de las sustancias nutritivas para la producción de carposporas. De esta forma el criterio morfológico basado en el desarrollo del cistocarpo, obedece a un modelo dinámico funcional, entre generaciones gametofítica y carposporofítica. Este modelo considera en consecuencia estructuras y mecanismos que regulan la producción y procesamiento de los fotosintetatos generados por el gametofito y la transferencia y utilización de éstos por el carposporofito (Hommersand & Fredericq, 1990).

El desarrollo morfológico del sistema reproductivo femenino en *Chondrus canaliculatus* difiere notoriamente de aquél descrito para *Chondrus crispus*. Durante las primeras etapas del desarrollo del carposporofito, la célula auxiliar en *Ch. canaliculatus* se rodea de filamentos cortos producidos por crecimiento secundario de células medulares vegetativas primarias del gametofito. Estos filamentos se organizan posteriormente formando una envoltura que rodea completamente a la célula auxiliar y a los filamentos gonimoblásticos que se han desarrollado, irrumpiendo en el tejido medular del gametofito, en el interior del cistocarpo. Estas observaciones son coincidentes con las descripciones de Etcheverry (1958), quién hace mención de la presencia de un pericarpo bien definido y de Kim (1976) quién señala la presencia de un tejido envolvente difuso alrededor de los filamentos gonimoblásticos en esta especie.

Según lo descrito por Fredericq *et al.*(1992) en la especie tipo del género, *Chondrus crispus*, las células vegetativas medulares producen poco a ningún filamento secundario y un tejido envolvente está ausente en el desarrollo del cistocarpo.

Mikami (1965) comenta que las divisiones intercalares en las células medulares son raras o están ausentes en la mayoría de especies de *Chondrus*, a excepción de *Ch. elatus*, aunque Brodie *et al.* (1991) en sus estudios de *Ch. nipponicus*, de las costas de Japón , observa que algunas veces una capa de células formadas por divisiones intercalares de las células vegetativas se presenta alrededor del procarpo fertilizado, no llegando a formar un involucro en el cistocarpo maduro.

La ausencia de un tejido envolvente, o cualquier otro tipo de filamento gametofítico secundario, fue un caracter diagnóstico claro usado por J. Agardh (1851, 1876) para separar *Chondrus* de todos los otros géneros pertenecientes a las Gigartinaceae. Este caracter también ha sido reconocido posteriormente por todos los otros investigadores que han tratado la sistemática de la familia Gigartinaceae en su conjunto (Kylin, 1923; Mikami, 1965; Kim, 1976 y recientemente, Fredericq *et al.* 1992).

Los filamentos gonimoblásticos de *Ch. canaliculatus* son muy elongados, sólo parecidos a los de *Ch. crispus*, y muy diferentes de los filamentos gonimoblásticos presentes en otros miembros de las Gigartinaceae donde se observan más gruesos y cortos. Todas las células medulares que se encuentran dentro de la envoltura en el cistocarpo en desarrollo en *Ch. canaliculatus* se modifican, siendo muy densas de citoplasma y con el número de núcleos aumentado. Los gonimoblastos se ramifican y penetran a través de estas células modificadas fusionándose con ellas. El desarrollo de

carpósporas ha sido observado en detalle y éstas sólo se originan a partir de los filamentos gonimoblásticos. Este tipo de desarrollo del cistocarpo no ha sido observado en la especie tipo *Ch. crispus*.

Los tetrasporangios en *Ch. canaliculatus*, se originan a partir de filamentos secundarios formados en la médula externa, como en algunas especies de *Chondrus* del Japón y en otros miembros de las Gigartinaceae siendo muy diferente a los tetrasporangios presentes en *Ch. crispus*, los cuáles son originados en el centro de la médula.

De acuerdo a las observaciones realizadas del desarrollo morfológico de las estructuras reproductivas en la especie *Ch.canaliculatus* , esta especie no se ajusta a lo descrito para la especie tipo *Ch. crispus*, en consecuencia esta no pertenecería en definitiva al género *Chondrus*.

Si comparamos el desarrollo morfológico reproductivo de *Ch. canaliculatus* con el resto de los géneros actualmente reconocidos para la familia, sólo observamos cierta similitud con *Mazzaella*, especialmente en la escasa formación de tejido secundario que origine un verdadero involucro como el encontrado en los otros géneros y en el desarrollo de los tetrasporangios. Sin embargo *Ch. canaliculatus* presenta un desarrollo especial del cistocarpo muy diferente a lo descrito para *Mazzaella*. No se observa en *Ch. canaliculatus* por ejemplo las típicas células tubulares que atraviesan el escaso tejido secundario que delimita el cistocarpo para conectarse con las células vegetativas medulares como ocurre en la mayoría o casi todas las especies de *Mazzaella*. Por el contrario las células gonimoblásticas se conectan directamente con las células vegetativas ricas en material nutritivo del tejido gametofítico que quedan encerradas dentro del cistocarpo al formarse el involucro. Por otra parte los filamentos secundarios que rodean el desarrollo de los gonimoblastos en *Ch. canaliculatus* permanecen y no son consumidos durante el desarrollo del carposporofito ; esto no ocurre en *Mazzaella* donde existe consumo de estas células por parte del carposporofito llegando a ser difuso e inconspicuo el tejido secundario envolvente.

Por otra parte los estudios moleculares realizados por Fredericq *et al*, 1995 y Brodie *et al*., 1995, hacen aparecer a *Chondrus canaliculatus* separada de la clade que agrupa filogenéticamente a las especies verdaderas de *Chondrus* lo que estaría apoyando la segregación de la especie sudamericana de las otras especies del género.

Finalmente es importante señalar que los antecedentes sobre origen y evolución biogeográfica de las Gigartinaceae a nivel mundial de Hommersand *et al*., 1995, señalan de manera clara un patrón de distribución antiboreal para *Chondrus*, confinado al Hemisferio Norte, con la presencia de una única especie en el Atlántico Norte. Esto constituye un argumento más para sostener y fundamentar nuestra hipótesis taxonómica respecto a la especie sudamericana.

En consecuencia podemos concluir que *Chondrus canaliculatus* debe ser segregada definitivamente del género *Chondrus* y pasar a constituir un nuevo género dentro de las Gigartinaceae.

CONCLUSIONES

La especie *Chondrus canaliculatus* (Rhodophyta, Gigartinaceae), endémica de Perú y Chile, no se ajusta en caracteres morfológicos del desarrollo del cistocarpo y de los tetrasporangios con la especie tipo del género, *Chondrus crispus*.

En relación a estos caracteres diagnósticos que separan los géneros de la familia Gigartinaceae, (Hommersand *et al*., 1993), *Chondrus canaliculatus* se caracteriza por:

- presentar un tejido envolvente alrededor del cistocarpo, que permanece durante todo el desarrollo del carposporofito.
- desarrollo del carposporofito a partir de la fusión de células gonimoblásticas con células medulares diferenciadas del gametofito que permanecen encerradas dentro del tejido envolvente.
- desarrollo de carpospóras sólo a partir de filamentos gonimoblásticos
- tetrasporangios desarollados siempre a partir de filamentos secundarios originados en la médula externa.

Estas características morfológicas del desarrollo de las estructuras reproductivas son propias de esta especie y no se ajustan a ningún otro género dentro de las Gigartinaceae.

Los caracteres morfológicos señalados más los antecedentes moleculares que segregan a *Chondrus* en una clade diferente de todas las otras especies del género y el conocido patrón de distribución antiboreal de éste género y su confinamiento sólo al Hemisferio Norte nos permiten concluir en definitiva que esta especie debe ser removida de *Chondrus* y pasar a constituir un nuevo género dentro de la familia Gigartinacea.

AGRADECIMIENTOS

A la Dra Suzanne Fredericq de la Universidad de Southwestern Louisiana en Lafayette, USA por sus enseñanzas y constante estímulo en la realización del presente trabajo. Al Dr. M. Hommersand de la Universidad de Carolina del Norte, USA por sus constructivas críticas y al Dr. A. Peters, del Institüt für Meerseskunde, Kiel, Alemania por la revisión del manuscrito.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AGARDH, C.A.
1822 Species algarum.Vol.1 .Part 2, Florideae. Lund, p.169-398.

AGARDH, J.G.
1851 Species genera et ordines algarum. Vol.2(1). Gleerup, Lund, (i)-xii+336p.

AGARDH, J.G.
1876 Species genera et ordines algarum. Vol.3(1). Weigel, Leipzig, i-vii +724p. Leipzig.

ALVEAL, K. y M. NÚÑEZ
1987 Procesos de postfertilización y estructura del cistocarpo en especies de *Iridaea* de Chile Central. Medio Ambiente 8(2):52-66.

AVILA, M. y M. SEGUEL
1993 An overview of seaweed resources in Chile. J. Appl. Phycol.5: 133-139.

BRODIE, J. ; M.D. GUIRY y M. MASUDA
1991 Life history and morphology of *Chondrus nipponicus* (Gigartinales, Rhodophyta) from Japan. Brit. Phycol. J.26: 33-50.

BRODIE,J.; S. FREDERICQ; M.GUIRY; M.D. MASUDA y M.H. HOMMERSAND
1995 Systematic studies of the genus *Chondrus* (Gigartinaceae, Rhodophyta). Proc.Int.Seaweed Symp.15.

DAWSON, E. Y.;C. ACLETO y N. FOLDVIK
1964 The seaweeds of Perú. Nova Hedwigia 13:

ETCHEVERRY, H.
1958 Algas marinas productoras de ficocoloides. Rev. Biol. Mar. 8: 153-174.

FREDERICQ, S.; BRODIE,J. y M.H.HOMMERSAND
1992 Development morphology of *Chondrus crispus* (Gigartinales, Rhodophyta. Phycologia 31(6): 542-563.

FREDERICQ, S.; M.H.HOMMERSAND y W. FRESHWATER
1995 The molecular systematic of some agar and carrageenan containing marine red algae based on rbcL sequence analysis. Hydrobiologia 326/327: 125-135.

GREVILLE, K.
1830 Algae britannical. MacLachlan &Steward, Edinburgh, lxxxviii+218p.,19 pls.

HOMMERSAND, M.H. y S. FREDERICQ
1990 Sexual reproduction and cystocarp development. In Cole & Sheath (eds.). Biology of the red algae. New York, Cambridge University Press. p.305-345.

HOMMERSAND, M.H.;GUIRY, M.; S. FREDERICQ y G. LEISTER
1993 New perspectives in the taxonomy of the Gigartinaceae (Gigartinales, Rhodophyta). Hidrobiologia 260/261: 105-120.

HOMMERSAND,M.H.; S. FREDERICQ y W. FRESHWATER
1994 Phylogenetics systematics and biogeography of the Gigartinaceae (Gigartinales, Rhodophyta) based on sequence analysis of rbcL. Botanica Marina. Vol.37:193-203.

HOWE.M. A,
1914 The marine algae from Perú. Mem. Torrey Bot. Club 15: 1-185, 66 pls.

KIM. D.H.
1976 A study of the development of cystocarps and tetrasporangial sori in Gigartinaceae (Rhodophyta, Gigartinales). Nova Hedwigia 27: 1-145.

KYLIN, H.
1923 Studien über die Entwicklunschichte der Florideen. K. Sv. Vet. Akad.Handl.63 (11): 1-139.,82 figs.

KYLIN, H.
1956 Die Gattungen der Rhodophycea. Lund. XV+63 p.485 figs.

LEVRING, T.
1960 Contributions to the algal flora of Chile. Lunds Universitets Arsskrift Ny Foljd, Avd.2, 56 (10):1-84.

MIKAMI, H.
1965 A systematic study of the Phyllophoraceae and Gigartinales from Japan and its vicinity. Sci. Pap. Inst.Alg. Res. Fac. Sci.Hokkaido 5(2).

MONTAGNE,C.
1839 Cryptogamie. Voyage dans l'amerique méridionale par M. Alcide D'Orbigny. Botanique, Sertum Patagonicum et Flora Boliviensis..Vol.7:1-110. Vol.8 (Atlas) pls. 1-7-(1847).París, Strasbourg.

RAMÍREZ, M.E. y B. SANTELICES
1991 Catálogo de las algas marinas bentónicas de la costa temperada del Pacífico de Sudamérica. Monografías Biológicas 5: 437p. Ediciones Pontificia Universidad Católica de Chile.

SCHMITZ, F. y P. HAUPTFLEISCH
1896 Rhodophyceae. In Die Naturlichen Planzenfamilien, Vol. 1(12), eds.A. Engler & G. Prantl: 298-306.

STEVENS, R.B.
1981 Mycology Guidebook. University of Washington Press, Seattle. 712p.

TAPIA,L.; M. DÍAZ y C. VELÁSQUEZ
1987 Crecimiento de *Chondrus canaliculatus* (C.Ag.) Greville (Rhodophyta, Gigartinales) en contenedores submarinos. Rev. Lat. Acui.32: 7-14.

WITTMANN,W.
1965 Aceto-iron-haematoxylin-chloral hydrate for chromosome staining. Stain Technol. 40:161-164.

Contribución recibida: 24-09-97; aceptada: 30-10-97